水力性状对荒漠植物群落物种多度分布格局的影响

孙启兴[1,2]， 杨晓东[2,3]， 李渟睿[1,2]， 孔翠翠[1,2]， 伊力哈穆江·艾尼弯[1,2]，
周 洁[1,2]， 吕光辉[1,2]

（1. 绿洲生态教育部重点实验室，新疆 乌鲁木齐 830046；2. 新疆大学生态与环境学院，
新疆 乌鲁木齐 830046；3. 宁波大学地理与空间信息技术系，浙江 宁波 315211）

摘 要： 干旱引起的植物死亡是陆地生态系统物种组成改变的一个重要原因。水力学性状作为连通植物和水分匮缺间的桥梁，揭示其对物种分布的影响对理解植物干旱适应性、荒漠生态系统植被恢复和管理具有重要的理论意义。以新疆艾比湖湿地自然保护区的木本植物为研究对象，比较物种多度、水力学性状在土壤干旱梯度下的变化特征，并分析水力性状与物种多度分布之间的关系。结果表明，在土壤干旱梯度下，所有物种的多度之和未有显著变化，但在物种层面，不同物种的多度对干旱胁迫响应明显不同；比导率、准稳态导水率和胡伯尔值均随土壤干旱增加呈增加趋势，而枝叶水势不断降低，但干材密度没有显著变化；水力性状在种间的差别随土壤干旱程度发生变化；冗余分析和广义加性模型的结果表明，基于所测水力性状可以解释荒漠木本植物多度分布格局变化的92.8%，其值远高于单个或少数几个性状的组合（13.30%~86.40%）；植物多度随着准稳态导水率、比导率、胡伯尔值和枝叶水势等水力性状的升高而增加，随着干材密度的增加而降低。可见，水力性状与荒漠植物物种多度分布之间存在明显关系，利用水力性状的变化可以预测木本植物多度分布的变化。

关键词： 荒漠植物；水力性状；多度分布；干旱适应策略

水分是干旱-半干旱地区荒漠生态系统中最主要的环境限制因子，其又能通过营养物质的运输与转化对生态系统产生影响[1]。降水量不足而蒸发量大引起的干旱被认为是荒漠植物群落组成和结构变化的主要原因[2]。在干旱胁迫下，植物容易出现“水力失衡（hydraulic unbalance）”或者“碳饥饿（carbon starvation）”-“碳供应不足（Carbon shortage）”，从而限制生长发育，甚至导致植株死亡[3]。然而，在这一过程中，由于形态、生理结构和代谢方式等在种间迥异，不同物种应对干旱胁迫能力存在差别。同等环境下，这些性状的种间差别引起群落结构和组成的改变[4]。在气候变化背景下，未来50~100 a，干旱频率和强度在干旱-半干旱地区将进一步增加[5]。这可能会进一步加剧植物群落组成和结构的改变。因此，探讨植物抗干旱胁迫能力的种间差异、随干旱梯度的变化、以及其对植物群落组成和结构的影响，可以为预测荒漠生态系统多样性变化趋势，减缓干旱对荒漠生态系统的负面影响提供理论依据[6]。

物种多度指的是一个具体群落内每物种的个数，其在群落内不同物种间及环境梯度上的变化称为多度分布格局[7]。作为评估生物多样性和群落结构的重要指标，多度分布及其影响因素的研究一直备受科学家的关注。在干旱-半干旱区的荒漠生态系统，许多研究证实多度分布与水分可利用性或干旱胁迫程度紧密相关。比如，在美国中西部荒漠灌丛，降水量与物种多度呈极显著的正向关系[8]；荒漠河岸林的胡杨群落内，各物种多度之和会随土壤水分可利用性减低而不断减小[9]；多度与土壤水分间的关系在种间存在差别[10]；荒漠系统中，耐旱性的深根系物种的多度分布受土壤干旱影响较小，相反浅根系的耐旱性较低植物分布受水分限制[7,9]；水分再分配引起的种间水分偏利共生使得深根系植物的物种多度显著高于浅根系植物周边[11]；荒漠内广

收稿日期： 2022-07-27； **修订日期：** 2022-10-22
基金项目： 国家自然科学基金（31860111，41871031）资助
作者简介： 孙启兴（1998-），男，硕士研究生，主要从事植物多样性与森林功能研究. E-mail: sqx120604@163.com
通讯作者： 杨晓东. E-mail: xjyangxd@sina.com

布性物种在干旱梯度上多度的变化高于偶见种[12]。综合来看,尽管这些研究从不同侧面描述了荒漠生态系统内多度与降水量或土壤干旱胁迫间的关系,但其主要从统计视角出发,并没有从植物水分生理学上提供足够的证据支持。

水力学性状表征了植物在水分吸收、转运、利用和丧失过程中的相关环境适应策略,可以反映出植物水分利用策略和干旱适应特征[13]。其主要由一系列解剖和生理性状构成,比如导水率、胡伯尔值、P_{50}(木质部导水率损失50%时的水势值)、气孔导度等[14]。阐述水力学性状与群落物种多度之间的关系,在一定程度上可以从生理学视角揭示荒漠内不同植物的干旱适应策略[15]。在当前,虽然Garnier等[16]、周洪华等[17]、Li等[18]、周洁等[19]在研究中探讨关于水力性状对荒漠群落结构、多功能和多样性组成的影响,但对其在土壤干旱梯度上的变化,以及对多度分布格局的解释相对不足。本文在新疆艾比湖湿地自然保护区,垂直于阿其克苏河,按照相距河岸的距离,设置了4个土壤干旱程度不同的荒漠植物群落样地,通过调查样地内的每个物种的多度、测定所有木本植物种的水力学性状,分析相互间的关系,以期探讨2个科学问题:(1)土壤干旱梯度上荒漠植物的多度和水力性状是否存在变化?(2)水力性状是否影响荒漠群落的多度分布格局?

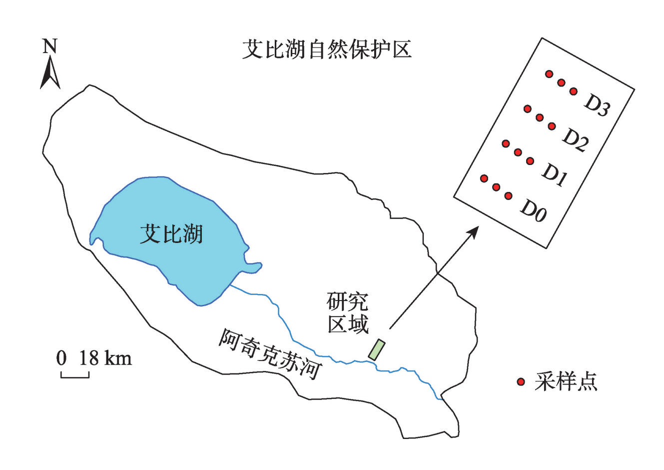
1　材料与方法

1.1　研究区概况

研究区位于新疆博尔塔拉蒙古自治州内的艾比湖湿地自然保护区(43°38′~45°52′N,79°53′~85°02′E)。保护区面积为2670.85 km²,受大陆性干旱气候影响,常年高温干燥,降水稀少,年平均降雨量不足100 mm,相反潜在蒸发量大于1600 mm,日照时数约2800 h。当地的年内温差较大,温度范围约为−33~44 ℃,年平均温度6~8 ℃,常见的土壤类型主要有灰棕漠土、盐化草甸土、盐土和风沙土。植物以耐旱性的荒漠植物为主,主要有乔木胡杨(*Populus euphratica*)、小乔木梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、柽柳(*Tamarix chinensis*)、灌木铃铛刺(*Halimodendron halodendron*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)、盐穗木(*Halostachys caspica*)、盐爪爪(*Kalidium foliatum*)、盐节木(*Halocnemum strobilaceum*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、琵琶柴(*Reaumuria songonica*)和半灌木骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)[20]。

1.2　样地设置与土壤干旱梯度

在艾比湖自然保护区的东大桥管护站附近,垂直于阿奇克苏河,在北岸设置3个宽20 m,长度一直持续至群落类型不再发生变化的调查样带,样带之间隔2 km。每个样带上,每间隔500 m设置一个20 m×20 m群落调查样地,共计设置了4组样地,每组3个重复,共12个样方(图1)。确定好样地后,记录各样地的地理数据(经度、纬度和海拔),并对群落数量特征进行调查。



注:D0、D1、D2和D3分别表示非干旱、轻度干旱、中度干旱和严重干旱的样地。

图1　研究区及采样点示意图

Fig. 1　Schematic diagram of study area and sample plot

根据与河流的距离,4组样地分别命名为D0、D1、D2和D3。在降水稀少的情况下(年平均降水量<100 mm),当地土壤水和地下水主要由河流补给。根据当地管理部门进行的地下水勘探记录,D0、D1、D2和D3的地下水深度分别为<5 m、5~6 m、8~10 m、>17 m。在距阿奇克苏河不同距离处,很容易形成干旱胁迫梯度。随着距离河流距离的增加,土壤含水量和地下水深度减少,而干旱胁迫增加[9]。为了支持这一点,在2018—2019年7—8月,每个地块每月随机采集3个地下0~40 cm的土壤样本。将土壤样品放入密封袋中,并带回实验室进行土壤含水量测定。结果表明,D0、D1、D2和D3的土壤含水量分别为(18.54±0.87)%、(12.74±1.50)%、(9.38±0.80)%和(3.63±0.66)%(表1)。根据周洁等[19]的研究,将土壤含水量均值为18.54%、12.74%、9.38%和3.63%的样地将其分成了非干旱、轻度干旱、中度干

表1 土壤干旱梯度划分

Tab. 1 Division of drought gradient

采样序号	土壤含水量/%	土壤干旱梯度
D0	18.54±0.87	非干旱
D1	12.74±1.25	轻度干旱
D2	9.38±0.80	中度干旱
D3	3.63±0.66	重度干旱

注:数据为平均值±标准差。

旱和严重干旱4个土壤干旱梯度。

1.3 水力性状的测定

在2021年7—8月,选择一个晴朗天气,在早晨黎明时刻(05:30—07:30)和正午时刻(12:30—14:30),每个实验样地内每个物种随机选取大小均一且健康的成熟植株各3棵(不足时以实际数量为准),在每棵植株冠层中上部向阳方向随机选择若干1~2 a生带叶健康枝条(基部直径6~10 mm,长为10~30 cm),用枝剪剪断后,连同叶片马上转移到装有去离子水的桶中。将其一端浸在水里,有叶片的一端用大的黑塑料袋包裹起来,防止水分蒸发对试验的影响。之后,把水桶尽快转移到当地户外观测站的实验室进行试验测定。

在实验室利用WP4C便携式露点水势仪(Decagon Devices, Inc., WA, USA)测定叶片的黎明前水势(Ψl_{pd})和正午水势(Ψl_{min});利用便携式植物水势气穴压力室(1505D-EXP, PMSAlbany, USA)测定枝条的黎明前水势(Ψs_{pd})和正午水势(Ψs_{min})。同时,利用植物导水率测量仪(HPFM-Gen3, Dynamax, Houston, USA)对植株进行末端枝条准稳态导水率(K_{wb})和瞬时导水率(K_h)的测定。准稳态导水率和瞬时导水率测量完毕后,利用拍照法和ImageJ软件测量枝条上所有叶片的总叶面积(LA)。再将茎段去皮处理,使用游标卡尺测量茎段长度(L)和直径(D)。用排水法测定枝条的干材密度(SWD)。从原始取样树枝上切下一段约5 cm长的树枝,并将其置于80 ℃的烘箱中干燥至恒重。然后,使用电子分析天平测量重量。之后,将干燥的树枝放在一个半充水的量筒中,用一根非常细的金属丝推动树枝段的上部,以确保其完全浸没。量筒中水面上的刻度变化被记录为树枝的体积。重量与体积之比为干材密度。

$$SA = \pi\left(\frac{D}{2}\right)^2 \quad (1)$$

$$K_s = \frac{(K_h \times L)}{SA} \quad (2)$$

$$H_v = \frac{SA}{LA} \quad (3)$$

式中:SA为茎段横截面积(m^2);K_s为枝比导水率(kg·s^{-1}·m^{-1}·Mpa^{-1});H_v为胡伯尔值(m^2·m^{-2})。

1.4 数据处理

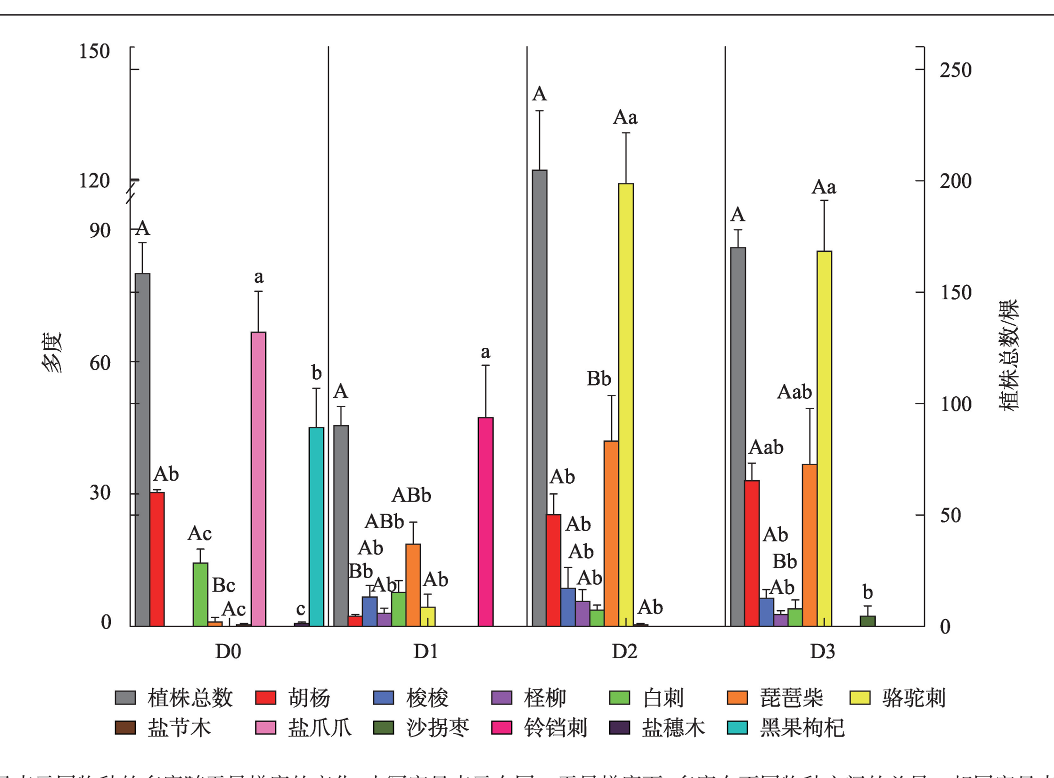
采用单因素方差分析(One way ANOVA)和独立样本t检验(Independent-samples T Test),检验土壤干旱梯度上植物多度和水力性状的差异。方差齐性的两两比较采用LSD检验,方差不齐性采用Kruskal-Wallis检验。为了选择合适的排序方法,先对物种矩阵进行除趋势对应分析(Detrended Correspondence Analysis, DCA)排序,当DCA分析结果中排序轴梯度最大值小于3时,选择冗余分析(Redundancy Analysis, RDA)揭示干旱梯度上植物与水力性状的关系;考虑到植物多度和水力性状的关系十分复杂,很难确定其间是否为线性关系。本文采用非线性响应的广义加性模型(Generalized Additive Models, GAMs),再次探索植物物种多度和水力性状之间的关系。GAMs通过平滑函数处理预测变量对影响变量的线性和非线性影响。采用方差膨胀因子(Variance Inflation Factor, VIF)对预测变量进行共线性检验。共线性检验中,将VIF检验的临界值为4,VIF大于4的预测变量将被移除,利用广义交叉检验(Generalized Cross Validation, GCV)验证模型的拟合优度。

单因素方差分析和独立样本t检验利用软件SPSS 26.0完成;DCA和RDA在软件Canoco 5.0中完成;预测变量的共线性检验、GAMs和GCV利用R语言软件(V 4.1.2)完成。

2 结果与分析

2.1 干旱梯度下荒漠植物群落物种多度格局的变化特征

在土壤干旱梯度中,共有12种木本植物,其中,乔木、小乔木和灌木各1种、2种和9种(图2)。单因素方差分析的结果表明,所有物种的多度之和在4个土壤干旱梯度上无显著差异(P>0.05)。在生活型层面,乔木在低土壤干旱梯度的多度低于其他土壤干旱梯度,小乔木和灌木的多度在不同土壤干旱梯度上无显著变化。在物种层面,结果发现,不同物种多度在土壤干旱梯度上的变化明显不同。胡杨、白刺和琵琶柴在不同干旱梯度中均可以生长,但梭



注:大写字母表示同物种的多度随干旱梯度的变化;小写字母表示在同一干旱梯度下,多度在不同物种之间的差异。相同字母表示处理间没有显著性差异,不同字母表示显著差异。下同。

图2　多度在种间的差异及其随土壤干旱梯度的变化

Fig. 2　Interspecific variance of abundance and their variation across the soil drought gradient

梭、柽柳和骆驼刺在非土壤干旱梯度不存在,盐节木、盐爪爪、盐穗木和黑果枸杞仅生长在非干旱或轻度干旱土壤梯度,铃铛刺和沙拐枣分别仅生长在轻度和严重干旱梯度。对于在土壤干旱梯度中都存在的胡杨、白刺和琵琶柴而言,其多度在4个土壤干旱梯度上存在差异。胡杨的多度在低土壤干旱梯度显著低于其他土壤干旱梯度(D0≥D2≥D3>D1);白刺在非土壤干旱梯度的多度显著高于其他土壤干旱梯度(D0>D2≥D3≥D1);琵琶柴在轻度和中度土壤干旱梯度的多度显著高于非土壤和严重干旱梯度(D2≥D3>D1≥D0)。

同一梯度内,灌木的多度显著高于乔木和小乔木,且乔木和小乔木的多度值无显著变化。14种木本植物的多度之间也存在差异(图2)。在非土壤干旱梯度,盐爪爪的多度最大,黑果枸杞和胡杨次之,其他植物的多度最小;在轻度土壤干旱梯度,铃铛刺的多度最高,琵琶柴次之,之后,按白刺、梭梭、骆驼刺、柽柳、胡杨的顺序依次降低;在中度和严重土壤干旱梯度,骆驼刺的多度显著高于其他植物($P<0.05$),而其他剩余植物多度无显著差异($P>0.05$)。

2.2　土壤干旱梯度下木本植物水力性状的变化特征

不同土壤干旱梯度下物种间枝条准稳态导水率和比导率的变化存在较大差异。对枝条准稳态导水率,胡杨、琵琶柴和白刺在严重土壤干旱梯度显著高于其他土壤干旱梯度(D3>D2≥D1≥D0)($P<0.05$),但盐节木在中度土壤干旱梯度显著高于非干旱梯度($P<0.05$),其余物种的值未有显著差别($P>0.05$)。对比导率,各物种在组间未有显著差别(图3)。

同一土壤干旱梯度,物种间枝条准稳态导水率和比导率的差异也存在较大变化。在非土壤干旱梯度和严重土壤干旱梯度,胡杨的枝条准稳态导水率显著高于其他物种($P<0.05$),但在轻度和中度土壤干旱梯度,骆驼刺显著高于其他植物($P<0.05$),其他植物间在同一个土壤干旱梯度没有显著差异($P>0.05$)。对于比导率,在非干旱、轻度、中度和严重土壤干旱梯度,胡杨均显著高于其他植物($P<0.05$),而其他物种间在同一个土壤干旱梯度内没有显著性差异(图3)。

胡杨的正午叶水势和正午枝水势在中度和严

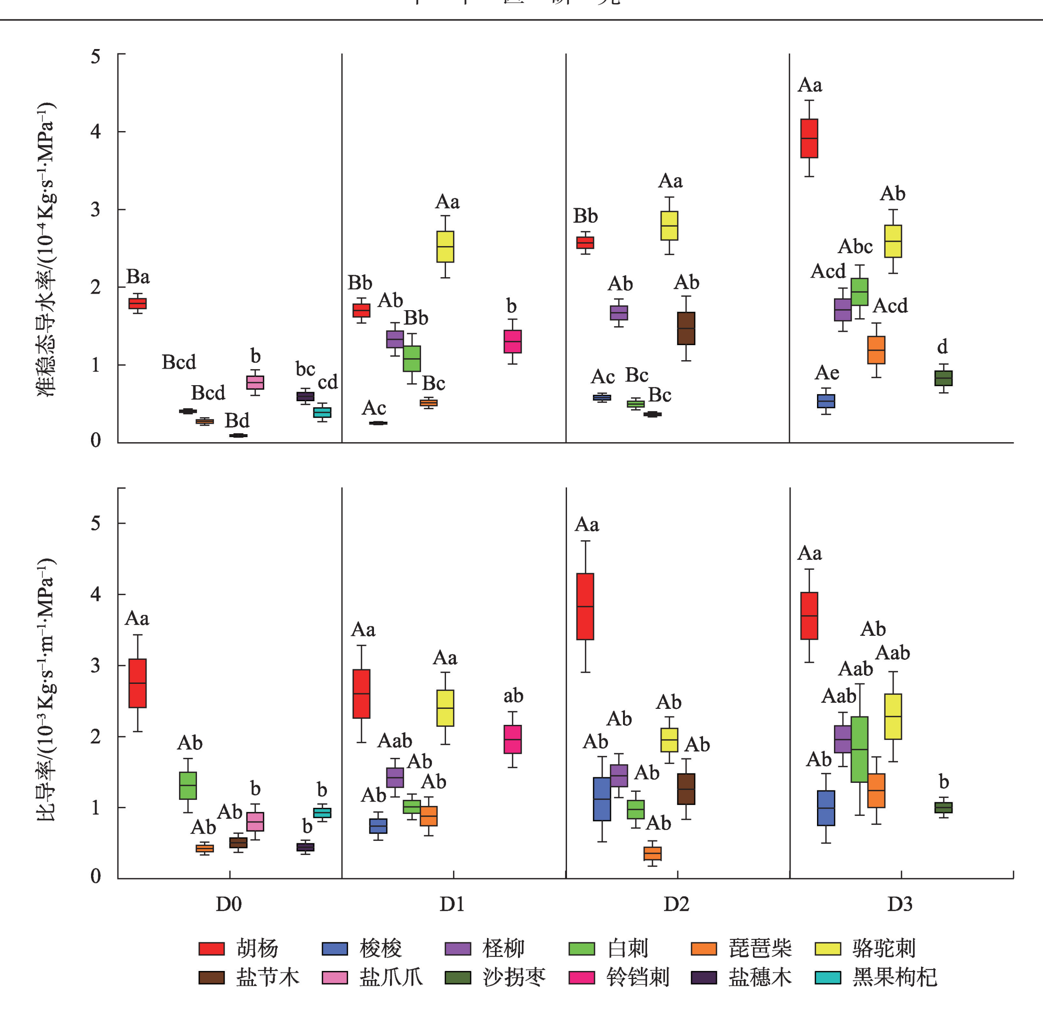


图3 准稳态导水率和比导率在种间的差异及其随土壤干旱梯度的变化

Fig. 3 Interspecific variance of quasi steady state hydraulic conductivity and twig specific hydraulic conductancy and their variation across the soil drought gradient

重土壤干旱梯度显著低于非干旱和轻度土壤干旱梯度(P<0.05);但对于其余物种,正午叶水势和枝水势未有显著差异(图4)。

同一土壤干旱梯度,物种间正午叶水势和正午枝水势的差异也存在不同。在非干旱、轻度和严重土壤干旱梯度,琵琶柴的正午叶水势显著低于其他植物(P<0.05);在中度梯度上,盐节木显著低于其他植物(P<0.05)。对于正午枝水势,在非干旱和中度土壤干旱梯度上,盐节木显著低于其他植物(P<0.05);在轻度和严重土壤干旱梯度上,所有物种之间均无显著差异(P>0.05)。

物种间黎明前叶水势和黎明前枝水势在4种土壤干旱梯度上的变化存在较大差异。具体的,胡杨的黎明前叶水势在中度和严重土壤干旱样地的值显著低于非土壤干旱样地(D3=D2≤D1<D0);对于其他物种,仅白刺表现出显著性差异(P<0.05)。对于黎明前枝水势,仅有梭梭和白刺在干旱梯度上存在差异(图5)。

在非土壤干旱梯度,白刺和黑果枸杞的黎明前叶水势显著高于其他植物(P<0.05);在轻度土壤干旱梯度,所有物种间黎明前叶水势无显著差异(P>0.05);在中度和严重土壤干旱梯度,琵琶柴的值显著低于其他植物(P<0.05)。对于黎明前枝水势,在非干旱和中度土壤干旱梯度,盐节木的值显著低于其他植物(P<0.05),在轻度土壤干旱梯度,白刺的值显著大于其他植物(P<0.05);在严重土壤干旱梯度,骆驼刺和胡杨的值显著高于其他植物(图5)。

白刺和骆驼刺的胡伯尔值在严重土壤干旱梯度显著高于其他土壤干旱梯度,其余植物的胡伯尔值在不同梯度上均无显著差异。对于干材密度,所有物种的值在4个土壤干旱梯度上均无显著差异(P>0.05)。

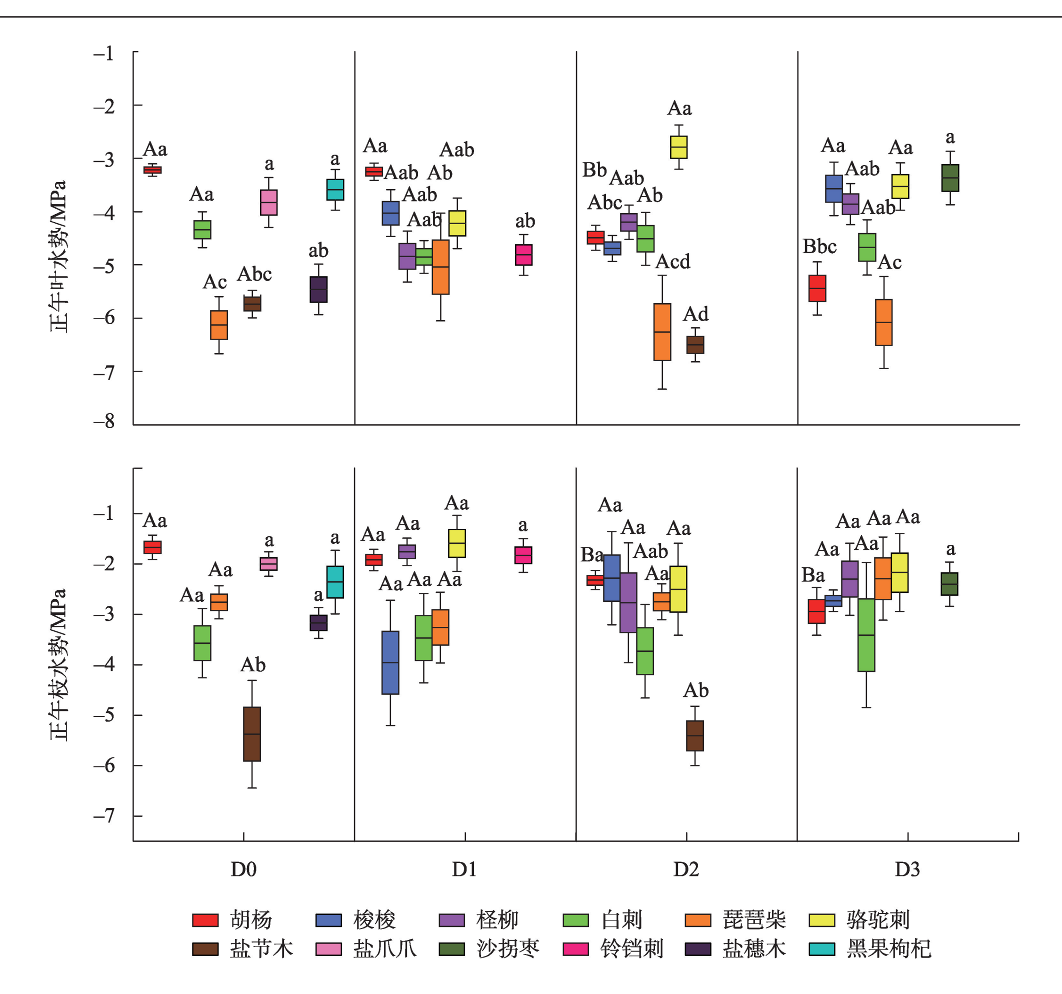


图4 正午叶水势和正午枝水势在种间的差异及其随土壤干旱梯度的变化

Fig. 4 Interspecific variance of middy minimum leaf water potential and middy minimum twig water potential and their variation across the soil drought gradient

在非干旱和中度土壤干旱梯度内，胡杨的胡伯尔值显著低于其他植物(P<0.05)；在轻度土壤干旱梯度，柽柳和琵琶柴显著高于其他植物(P<0.05)；在严重土壤干旱梯度，沙拐枣显著高于其他植物(P<0.05)。对于干材密度，在非土壤干旱梯度，盐节木显著高于其他植物(P<0.05)；在轻度和严重土壤干旱梯度，梭梭和柽柳显著高于其他植物(P<0.05)；在中度土壤干旱梯度，干材密度在种间无显著差异(图6)。

2.3 植物物种多度分布和水力性状的关系

RDA分析的结果表明，由水力学性状组成排序轴一和轴二的特征值分别为0.65和0.26。其与多度的相关系数均别为0.99，同时，对多度在土壤干旱梯度上变化的解释拟合量分别达65.96%和26.46%，两者累计解释量高达92.42%(表2)，结果表明利用水力性状可以解释土壤干旱梯度上荒漠植物群落的物种多度分布格局。

排序轴一主要由枝比导率、准稳态导水率、黎明前叶水势、正午枝水势、黎明前枝水势和胡伯尔值组成。与黎明前叶水势、正午枝水势、黎明前枝水势和胡伯尔值呈正相关关系，相反与枝比导率和准稳态导水率呈负相关关系。排序轴二主要由正午叶水势和干材密度组成。其与正午叶水势呈负相关关系，但与干材密度呈正相关关系(图7)。

根据RDA排序图可知，土壤干旱梯度上，梭梭、柽柳、琵琶柴、骆驼刺、沙拐枣和铃铛刺的多度分布受到比导率和准稳态导水率的正向影响，同时，受到正午叶水势、黎明前叶水势和黎明前枝水势的负向影响。胡杨的多度分布受到正午叶水势、比导率和准稳态导水率的正向影响，同时，受到干材密度的负向影响。白刺、盐穗木、黑果枸杞、盐爪爪和盐节木和其他几个物种有所不同，其多度分布受黎明前叶水势、黎明前枝水势、正午枝水势和胡伯尔值的正向影响，但受比导率和准稳态导水率的负向

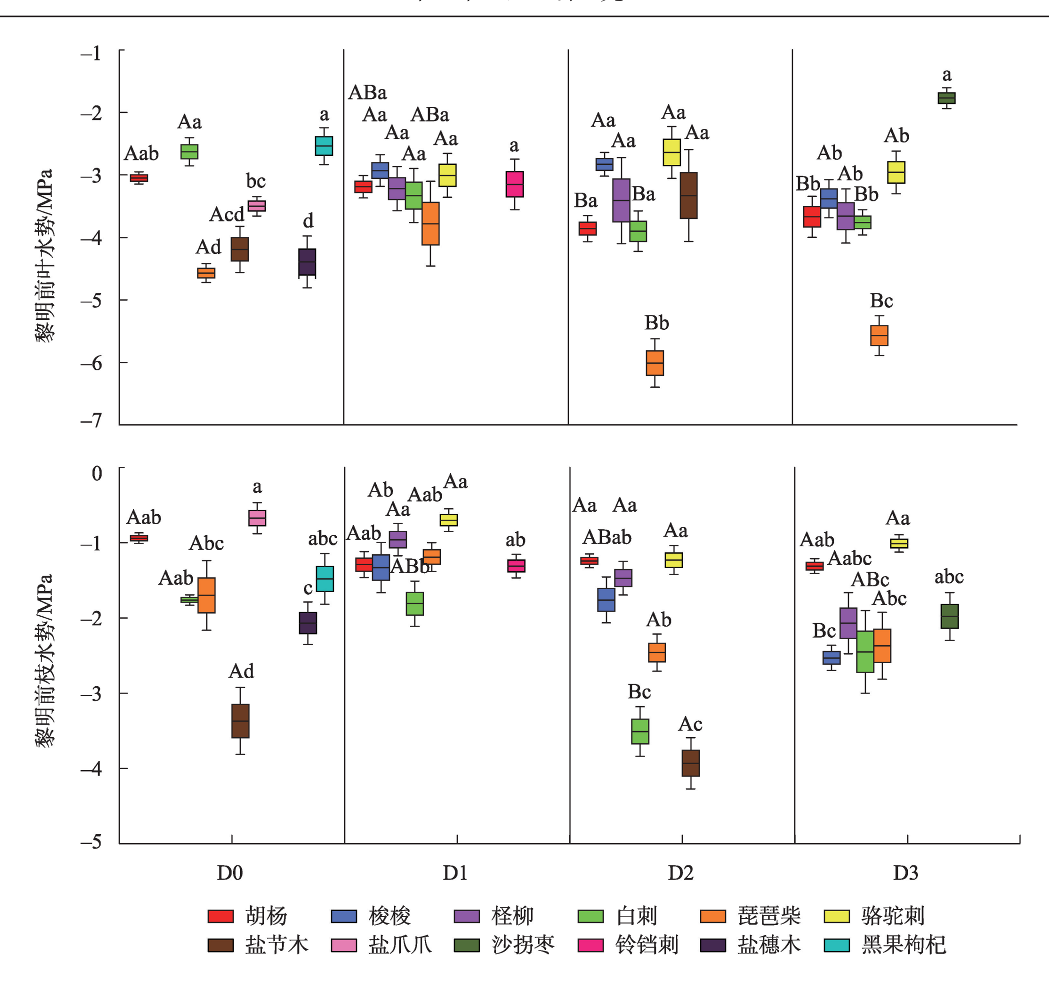


图5　黎明前叶水势和黎明前枝水势在种间的差异及其随土壤干旱梯度的变化

Fig. 5　Interspecific variance of pre-dawn leaf water potential and pre-dawn twig water potential and their variation across the soil drought gradient

影响。

在GAM中，8个水力性状首先被用作单一预测因子，建立其与多度间的解释模型。结果发现，正午叶水势（Ψl_{min}）作为单因素模型解释的方差最大（模型a，R^2=0.13）。之后，逐渐引入比导率（K_s），黎明前叶水势（Ψl_{pd}）、胡伯尔值（H_v）、正午枝水势（Ψs_{min}）、干材密度（SWD）、准稳态导水率（K_{wb}）和黎明前枝水势（Ψs_{pd}），模型的解释率从0.23一直增加至0.93，且GCV不断下降。这说明由所有水力性状组成的模型（模型h）对物种多度分布的拟合最好，可以解释干旱梯度上荒漠植物群落总多度变化的92.8%（表3）。

植物多度和每个水力性状之间的关系不同（图8）。Ψl_{min}、K_s、Ψl_{pd}、Ψs_{min}、H_v、Ψs_{pd}和K_{wb}与植物多度呈正相关关系。植物多度随着Ψl_{min}、K_s、Ψl_{pd}、Ψs_{min}、H_v、Ψs_{pd}和K_{wb}等水力性状的值升高而增加。但与之相反，植物多度和SWD呈非线性负相关关系。

3　讨 论

3.1　土壤干旱对荒漠植物群落的多度影响

已有研究表明，群落生物的个体总量固定，群落中某一物种数量的增加，必然伴随着其他一个或多个物种个体数量同等程度的减少[21]，其结果与本研究相似，本研究中荒漠植物群落各物种的多度之和在4个土壤干旱梯度上无显著变化，这可能与当地植物所处的干旱环境有关。由于全球气候变化的影响，艾比湖湿地保护区降水稀少，蒸发量大，植物面临着严重的干旱胁迫[2]。干旱环境导致了当地有限的资源，群落内植物的个体总量固定在群落中某一物种多度的上升必然伴随着其他物种个体数量同等程度的减少。由于群落中各物种具有相同的出生率、死亡率、迁移率以及新物种形成的概率，群落中不同物种的多度变化均是随机的，导致群落内不同物种的多度存在差异[21]。群落内个体死亡

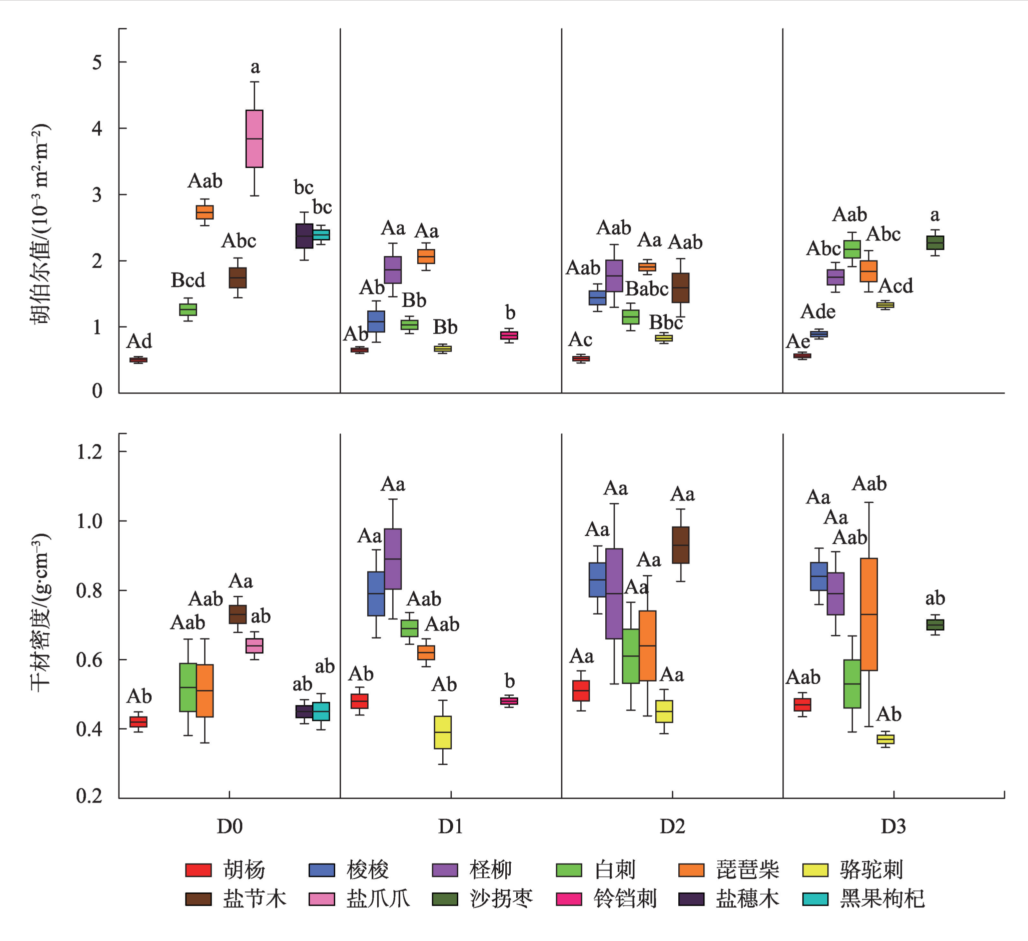


图6 胡伯尔值和干材密度在种间的差异及其随土壤干旱梯度的变化

Fig. 6 Interspecific variance of Huber value and stem wood density and their variation across the soil drought gradient

表2 荒漠植物群落的多度与水力性状的RDA分析结果

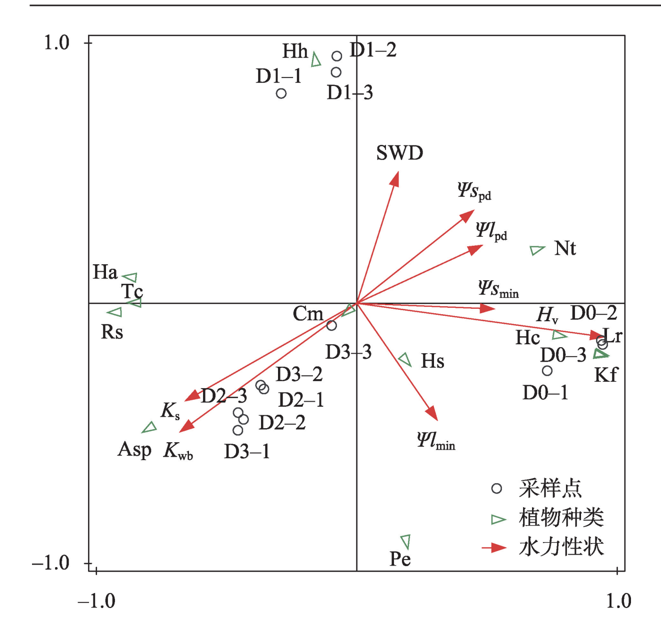
Tab. 2 RDA analysis results of abundance and hydraulic traits of desert plant community

排序轴	第一轴	第二轴
特征值	0.65	0.26
多度与水力性状相关性	0.99	0.99
多度变异的累计百分数/%	64.56	90.46
多度-水力性状关系的累计解释量/%	65.96	92.42

的空缺将迅速由新生个体占据,从而保证植物群落在空间上总是饱和。由此导致群落密度未随土壤干旱程度发生变化,此推测可以从物种层面多度的变化得到证实。本研究结果发现,12种木本植物多度在4个土壤干旱梯度上的变化不同。盐爪爪、盐穗木、盐节木和黑果枸杞仅生长在靠近河岸的样地,而沙拐枣仅生长在离河最远样地。此外,骆驼刺、白刺、琵琶柴等植物都是在距离河岸位置适中样地的多度值最高。

3.2 土壤干旱对荒漠植物水力性状的影响

荒漠植物可以利用水力性状的调整增加其对干旱的适应性[4]。彭兰等[22]研究发现,随着土壤干旱程度的加剧,梭梭的比导率、栓塞程度和枝叶性状等表现出不同的变化。本研究结果与之相似,荒漠植物的水力性状会随土壤干旱胁迫发生变化。且不同水力性状由于其在植物水分生理过程(比如水分吸收、运输、利用和丧失)中所起作用的差异,其对干旱胁迫的响应也存在差异[23]。准稳态导水率和比导率分别表示植物最大导水潜力和木质部导管向叶片的水分运输能力[15]。在土壤干旱梯度中,各物种的准稳态导水率均呈现出在严重土壤干旱梯度高于其他土壤干旱梯度的趋势,说明,荒漠植物为了应对干旱胁迫的增加,其水分运输能力随之增加。叶水势和枝水势表征了植物所承受干旱胁迫的程度[14]。物种的正午叶水势和枝水势、黎明前叶水势和枝水势在中度和严重土壤干旱梯度均表现出低于轻度和非干旱胁迫梯度的趋势。荒漠植物在面临干旱胁迫时需要足够低的水势,增大土壤与植物水势差,从而增强的蒸腾拉力来保证水分的正常运输,满足植物的水分需求[24]。



注：Pe、Ha、Tc、Nt、Rs、Asp、Hs、Kf、Cm、Hh、Hc和Lr分别代表胡杨、梭梭、柽柳、白刺、琵琶柴、骆驼刺、盐节木、盐爪爪、沙拐枣、铃铛刺、盐穗木和黑果枸杞。K_s、K_{wb}、H_v、Ψl_{min}、Ψs_{min}、Ψl_{pd}和Ψs_{pd}分别代表比导率、准稳态导水率、胡伯尔值、正午叶水势、正午枝水势、黎明前叶水势、黎明前枝水势。D0–1表示非干旱样地的1号样方；D0–2表示非干旱样地的2号样方；其他采样点含义参考D0–1。下同。

图7　土壤干旱梯度上荒漠植物群落多度与水力性状间的RDA结果

Fig. 7　RDA results between desert plant community abundance and hydraulic traits on soil drought gradient

胡伯尔值反映了植物末端小枝向叶片供水的潜力[25]。在本文中，各物种的值在严重土壤干旱梯度均高于其他土壤干旱梯度。这说明植物可以通过调节枝条向叶片的水分供应能力来应对不同情况的干旱胁迫。所有物种的干材密度在土壤干旱梯度上均无显著差异，这表明干材密度可能与植物抗干旱胁迫的能力关系不大。这一结果与陈丽茹等[26]的研究一致。在荒漠地区，长期的水分亏缺，使得木质部空穴化严重，导致纹孔膜的微纤丝受干旱胁迫影响较易拉伸或断裂从而被破坏，使得植物的水分运输能力和干材密度之间的联系较弱。

同一土壤干旱梯度，不同物种间的水力性状也存在差异。除骆驼刺在样地的准稳态导水率和比导率高于胡杨外，其余物种的这两个数值均低于胡杨。这可能是因为，胡杨作为当地唯一的乔木，其树高和冠幅远远大于其他物种，同时也导致了胡杨的需水量和体内水分运输距离远高于其他植物。胡杨需要较高的木质部导水能力保证自身水分需求[27]。骆驼刺是12种木本植物中唯一的半灌木，兼具多年生草本和灌木的优势。相对其他灌木和乔木，骆驼刺木质部导管数目多且发达，同时枝条含水量高。这种结构保证其拥有较高的水分运输能力[28]。相对其他物种，盐节木、盐穗木、琵琶柴和白刺的正午水势和黎明前水势较低。表明其在各干旱梯度中遭受的干旱胁迫可能相对其他物种更为严重。原因在于这几种物种在当地属于中深度根系的物种，相对深根系植物，比如胡杨、梭梭和柽柳，根系不发达，吸收浅层地下水的能力较弱。同时，水分运输能力不如骆驼刺突出，这导致它们可能承受较为严重的干旱胁迫[29]。在所有物种中，胡杨的正午水势和黎明前水势的变化最大。这源于胡杨对水分亏缺较强的恢复能力。胡杨根系发达，可以吸收深层土壤水，经过一整夜修整后，极大程度地减少了白天水分蒸腾引起的水分亏缺，使得黎明前水势的值相对其他物种较高[30]。

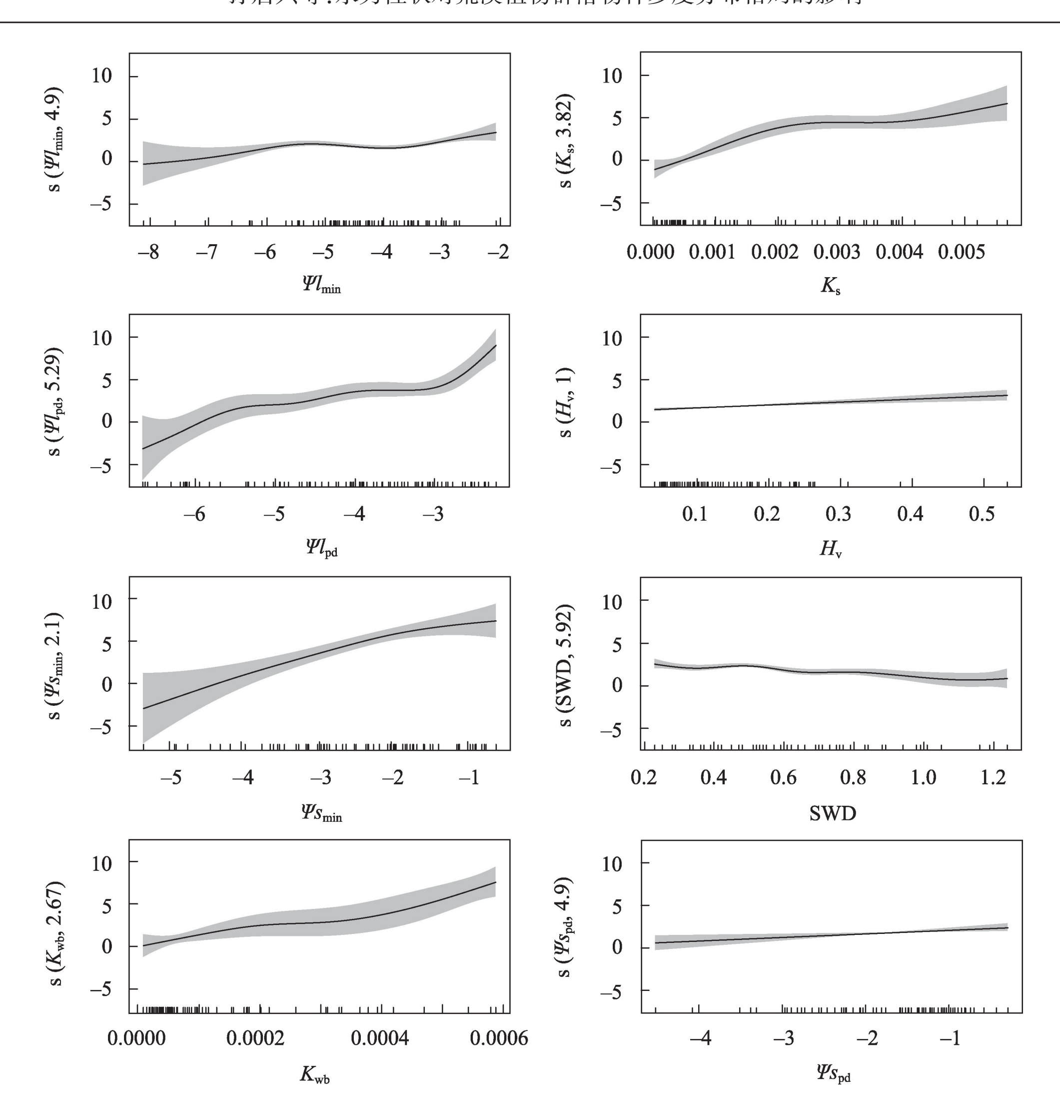
在土壤干旱梯度，盐穗木、盐爪爪、沙拐枣、白刺和琵琶柴的胡伯尔值高于其他物种，这几种植物

表3　利用广义加性模型预测荒漠植物群落多度变化的统计

Tab. 3　Statistical of using Generalized Additive Models to predict the abundance change of desert plant community

	模型	R^2	D_{exp}/%	GCV
a	$s(\Psi l_{min}{}^{*})$	0.13	13.30	32.73
b	$s(\Psi l_{min}{}^{**})+s(K_s)$	0.28	34.00	31.17
c	$s(\Psi l_{min}{}^{***})+s(K_s{}^{**})+s(\Psi l_{pd}{}^{*})$	0.43	51.70	28.07
d	$s(\Psi l_{min}{}^{***})+s(K_s{}^{***})+s(\Psi l_{pd}{}^{**})+s(H_v{}^{*})$	0.80	75.30	23.43
e	$s(\Psi l_{min}{}^{***})+s(K_s{}^{***})+s(\Psi l_{pd}{}^{**})+s(H_v{}^{*})+s(\Psi s_{min})$	0.80	76.50	22.41
f	$s(\Psi l_{min}{}^{***})+s(K_s{}^{***})+s(\Psi l_{pd}{}^{**})+s(H_v{}^{***})+s(\Psi s_{min})+s(SWD^{*})$	0.81	76.80	19.56
g	$s(\Psi l_{min}{}^{***})+s(K_s{}^{***})+s(\Psi l_{pd}{}^{***})+s(H_v{}^{***})+s(\Psi s_{min}{}^{*})+s(SWD^{**})+s(K_{wb}{}^{**})$	0.87	86.40	15.62
h	$s(\Psi l_{min}{}^{***})+s(K_s{}^{***})+s(\Psi l_{pd}{}^{***})+s(H_v{}^{**})+s(\Psi s_{min}{}^{**})+s(SWD^{***})+s(K_{wb}{}^{***})+s(\Psi s_{pd}{}^{**})$	0.93	92.80	14.45

注：a~h表示每个包含不同预测变量的GAM模型；s表示光滑函数；R^2表示所选预测变量解释的植物多度自然对数变化的调整相对比例；D_{exp}表示该模型所解释的零偏差的比例；GCV表示广义交叉验证得分。



注:灰色区域中的黑色实线是广义加性模型中水力性状平滑处理的拟合期望,有灰色域代表拟合曲线95%的置信区间,竖线代表植物对应的水力性状值,纵坐标括号内的数值表示有效自由度。

图8　广义加性模型中水力性状与其平滑函数的关系

Fig. 8　Relationship between hydraulic traits and its smoothing function in Generalized Additive Models

都属于灌木,叶片高度退化且这几种植物的根系较浅,远远小于胡杨、梭梭和柽柳等深根系植物,获取水分困难从而影响枝条到叶片的水分运输,尤其是从枝条到叶片的水分运输。长期进化中,都已经将叶片退化成同化枝,或者将叶片极度缩小化来减小水分蒸发量。这使得这些物种在单位枝条横截面积上能载荷更多数量的叶片,增大的胡伯尔值有利于它们在极端环境中具备较好将水分从枝条运输到叶片的能力,保证其存活[31]。

3.3　荒漠植物的多度分布与水力性状的关系

RDA分析的结果表明,水力性状组成的排序轴对群落物种多度变化解释高达92.42%。同时,GAMs的结果表明,所有水力性状组成的模型可以解释多度变化的92.80%。Li等[18]对森林物种多度与功能特征之间关系的分析表明,利用植物的水力性状可以预测物种多度。Anderegg等[32]认为,研究与植物水分运输有关的生理性状可以预测物种的分布和群落组成的变化。这是因为,水分是荒漠生态系统的限制因子。植物为了减少干旱胁迫,尽可能地通过水力性状的调整提高生存能力。由此导致水力性状直接或间接地影响了植物的多度分布[3]。

GAMs结果表明,物种多度随着正午叶水势、比导率、黎明前叶水势、正午枝水势、准稳态导水率、胡伯尔值和黎明前枝水势等值的增大而增加,随着干材密度的增大而减少。胡伯尔值、准稳态导水率和比导率反映了植物的叶片供水情况、木质部水分

运输能力和水分运输效率。这三者的值越高,表明同一生境植物输水效率越高,植物应对干旱胁迫的能力越强[15,25]。因此,胡伯尔值、准稳态导水率和比导率的增加利于提高植物抗干旱胁迫的能力,从而利于植物存活,增加多度。植物的黎明前水势和正午水势是水力性状研究中的重要参数。植物的水势值越大植物面临干旱胁迫程度越弱,越容易存活[23]。荒漠区内,植物在水分较高的环境易于存活。因此,水势与多度间存在正相关关系。干材密度是反映植物水力结构常见的指标,较低的干材密度往往对应较大的导管直径、较高的水分传导速率和较高的储水能力。植物面临干旱胁迫时,较低干材密度植物更有可能存活下来[33]。

物种在生理和解剖性状上的差异性,使得水力性状与多度的关系在物种间并非一致。根据多度分布与水力性状的冗余分析结果,梭梭、柽柳、琵琶柴、骆驼刺、沙拐枣和铃铛刺被归结为一类。这些植物的多度与比导率和准稳态导水率呈正相关,相反与正午叶水势、黎明前叶水势和黎明前枝水势呈负相关。这表明比导率和准稳态导水率的增加、水势值的减小有利于这些物种多度的增加。同时,这些物种与水势间的联系高于比导率和准稳态导水率。这说明这些植物主要利用降低水势值,提高水分运输效率的方式减小干旱胁迫。梭梭、柽柳、琵琶柴、骆驼刺、沙拐枣和铃铛刺可能在面临干旱胁迫时采用冒险的气孔调节策略,尽量维持气孔开放,利用水势的变化来保证水分的吸收和体内运输[23,34]。这种策略可能会面临较高水力失败的风险,较高水势使得在水分运输过程中容易发生栓塞。白刺、盐穗木、黑果枸杞、盐爪爪和盐节木被归为一类。它们的多度分布受黎明前叶水势、黎明前枝水势、正午枝水势和胡伯尔值的正向影响,同时受比导率和准稳态导水率的负向影响。此外,胡伯尔值对多度分布的影响高于水势和两种导水率,说明这几种物种的多度主要受到枝条到叶片的水分运输能力的影响。这几种植物主要生长在水分条件较好盐分胁迫严重的环境中,为减小盐分胁迫,大多数是泌盐或储盐植物[35]。白刺、盐穗木、黑果枸杞、盐爪爪和盐节木将盐分储存在叶片的液胞或者以颗粒状封存在叶肉中,或者通过叶片将盐分析出体外。这两种盐分适应方式都使得叶片中的溶质浓度远高于枝条。因此,从枝条到叶片的水分运输能力在水分运输环节中尤为重要。

胡杨的多度与水力性状间的关系与上述两类物种明显不同。其受到正午叶水势、比导率和准稳态导水率的正向影响,同时受到干材密度的负向影响。众多因素中,正午叶水势对胡杨的多度分布的影响较大,导水率和干材密度影响次之。因此,胡杨被单独归为一类。本研究表明胡杨在抵御干旱时可能采用保守的气孔调节策略[36]。在干旱胁迫严重时,通过关闭气孔减小气孔导度,减少自身水分散失。同时胡杨利用提高木质部水分运输力增加抗干旱胁迫的能力。相对其他物种,胡杨的多度分布还受到干材密度的影响。这是因为胡杨作为乔木种,其大个体在满足水分运输同时,其还必须提高干材密度维持机械支撑能力,在水分运输和机械支撑之间存在权衡。干材密度增加意味着茎干处导管密度减小,可能会减小胡杨的水分运输能力。

4 结 论

干旱环境导致了当地有限的资源,群落内植物的个体总量固定,所有物种的多度之和没有显著变化。但在物种层面,不同物种在干旱胁迫梯度上的变化不同。植物水力性状在种间存在差别,且这种差别随土壤干旱程度发生变化。说明不同物种之间以及同一物种不同土壤干旱梯度,植物采取的干旱适应策略不同。RDA和GAM的结果表明,利用水力性状可以预测荒漠植物的多度分布。植物多度随着准稳态导水率、比导率、胡伯尔值和枝叶水势等水力性状的升高而增加,随着干材密度的增加而降低。根据多度与水力性状间的关系,可以将荒漠植物分为3类,第一类植物包括梭梭、柽柳、琵琶柴、骆驼刺和沙拐枣,主要采用增加比导率和准稳态导水率,同时减小水势适应干旱。第二类植物由白刺、盐穗木、黑果枸杞、盐爪爪、盐节木和铃铛刺构成,主要通过胡伯尔值的增加适应干旱胁迫。胡杨单独被归为一类,主要通过保守的气孔调节适应干旱胁迫。

参考文献(References):

[1] Ding J, Eldridge D J. Community-level responses to increasing dryness vary with plant growth form across an extensive aridity gradi-

ent[J]. Journal of Biogeography, 2021, 48(7): 1788−1796.

[2] Hirata A, Kominami Y, Ohashi H, et al. Global estimates of stress-reflecting indices reveal key climatic drivers of climate-induced forest range shifts[J]. Science of The Total Environment, 2022, 824: 153697.

[3] Brodribb T J, Cochard H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers[J]. Plant Physiology, 2009, 149(1): 575−584.

[4] Nicol J M, Ganf G G, Pelton G A. Seed banks of a southern Australian wetland: The influence of water regime on the final floristic composition[J]. Plant Ecology, 2003, 168(2): 191−205.

[5] Huang J, Ma J, Guan X, et al. Progress in semi-arid climate change studies in China[J]. Advances in Atmospheric Sciences, 2019, 36(9): 922−937.

[6] Christoffersen B, Meir P, McDowell N G. Linking plant hydraulics and beta diversity in tropical forests[J]. New Phytologist, 2017, 215(1): 12−14.

[7] Tokeshi M. Species abundance patterns and community structure [J]. Advances in Ecological Research, 1993, 24: 111−186.

[8] van Mantgem P J, Stephenson N L, Byrne J C, et al. Widespread increase of tree mortality rates in the western United States[J]. Science, 2009, 323(5913): 521−524.

[9] Zhang X N, Yang X D, Li Y, et al. Influence of edaphic factors on plant distribution and diversity in the arid area of Xinjiang, Northwest China[J]. Arid Land Research and Management, 2018, 32(1): 38−56.

[10] Lou Y, Kapfer J, Smith P, et al. Abundance changes of marsh plant species over 40 years are better explained by niche position water level than functional traits[J]. Ecological Indicators, 2020, 117: 106639.

[11] 张丽, 董增川, 黄晓玲, 等. 干旱区典型植物生长与地下水位关系的模型研究[J]. 中国沙漠, 2004, 24(1): 110−113. [Zhang Li, Dong Zengchuan, Huang Xiaoling, et al. Modeling on relation between major plants growth and groundwater depth in arid area[J]. Journal of Desert Research, 2004, 24(1): 110−113.]

[12] 杨晓东, 龚雪伟, 朱丽安, 等. 胡杨(*Populus euphratica*)水分再分配与其伴生种多样性和生态位的关系[J]. 中国沙漠, 2017, 37(5): 933−941. [Yang Xiaodong, Gong Xuewei, Zhu Li'an, et al. Relationships among *Populus euphratica* hydraulic redistribution, niche breadth and biodiversity of its companion species in tugai forests[J]. Journal of Desert Research, 2017, 37(5): 933−941.]

[13] McGeoch M A, Latombe G. Characterizing common and range expanding species[J]. Journal of Biogeography, 2016, 43(2): 217−228.

[14] Villagra M, Campanello P I, Bucci S J, et al. Functional relationships between leaf hydraulics and leaf economic traits in response to nutrient addition in subtropical tree species[J]. Tree Physiology, 2013, 33(12): 1308−1318.

[15] Brodribb T J, Feild T S, Sack L. Viewing leaf structure and evolution from a hydraulic perspective[J]. Functional Plant Biology, 2010, 37(6): FP10010.

[16] Garnier E. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession[J]. Ecology, 2004, 85: 2630−2637.

[17] 周洪华, 李卫红. 荒漠河岸林植物木质部导水与栓塞特征及其对干旱胁迫的响应[J]. 植物生态学报, 2012, 36(1): 19−29. [Zhou Honghua, Li Weihong. Xylem hydraulic conductivity and embolism properties of desert riparian forest plants and its response to drought stress[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2012, 36(1): 19−29.]

[18] Li L, McCormack M L, Ma C, et al. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests [J]. Ecology Letters, 2015, 18: 899−906.

[19] 周洁, 杨晓东, 王雅芸, 等. 梭梭和骆驼刺对干旱的适应策略差异[J]. 植物生态学报, 2022, 46(9): 1064−1076. [Zhou Jie, Yang Xiaodong, Wang Yayun, et al. Difference in adaptation strategy between *Haloxylon ammodendron* and *Alhagi sparsifolia* to drought [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(9): 1064−1076.]

[20] Yang X D, Zhang X N, LÜ G H, et al. Linking *Populus euphratica* hydraulic redistribution to diversity assembly in the arid desert zone of Xinjiang, China[J]. PLoS One, 2014, 9(10): e109071.

[21] Hubbell S P. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest: That tropical trees are clumped, not spaced, alters conceptions of the organization and dynamics[J]. Science, 1979, 203(4387): 1299−1309.

[22] 彭兰, 周晓兵, 陶冶, 等. 干旱对梭梭水力性状及生理生化特性的影响[J]. 生态学杂志, 2023, 42(2): 257−265. [Peng Lan, Zhou Xiaobing, Tao Ye, et al. Effects of drought on the hydraulic traits and physio-biochemical characteristics of *Haloxylon ammodendron* [J]. Chinese Journal of Ecology, 2023, 42(2): 257−265.]

[23] Rutter A J, Slatyer R O. Plant-water relationships[J]. The Journal of Applied Ecology, 1968, 5(1): 261.

[24] Meixner M, Foerst P, Windt C W. Reduced spatial resolution MRI suffices to image and quantify drought induced embolism formation in trees[J]. Plant Methods, 2021, 17(1): 38.

[25] Magnani F, Grace J, Borghetti M. Adjustment of tree structure in response to the environment under hydraulic constraints: Structural adjustment under hydraulic constraints[J]. Functional Ecology, 2002, 16: 385−393.

[26] 陈丽茹, 李秧秧. 沙柳和柠条茎水力学特性对模拟降雨改变的响应[J]. 应用生态学报, 2018, 29(2): 507−514. [Chen Liru, Li Yangyang. Responses of stem hydraulic traits in *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii* to manipulated precipitation variation [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(2): 507−514.]

[27] Hukin D, Cochard H, Dreyer E, et al. Cavitation vulnerability in roots and shoots: Does *Populus euphratica* Oliv. , a poplar from arid areas of Central Asia, differ from other poplar species?[J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(418): 2003−2010.

[28] 徐梦琦, 高艳菊, 张志浩, 等. 骆驼刺叶片和根系主要功能性状对水分胁迫的适应[J]. 草业科学, 2021, 38: 1559−1569. [Xu Mengqi, Gao Yanju, Zhang Zhihao, et al. Adaptation of the main

functional trait of *Alhagi sparsifolia* leaves and roots to soil water stress[J]. Pratacultural Science, 2021, 38: 1559–1569.]

[29] Chimner R A, Cooper D J. Using stable oxygen isotopes to quantify the water source used for transpiration by native shrubs in the San Luis Valley, Colorado U. S. A. [J]. Plant and Soil, 2004, 260(1-2): 225–236.

[30] He D, Yan E R. Size-dependent variations in individual traits and trait scaling relationships within a shade-tolerant evergreen tree species[J]. American Journal of Botany, 2018, 105(7): 1165–1174.

[31] Carter J L, White D A. Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee Eucalypt with variation to groundwater depth[J]. Tree Physiology, 2009, 29(11): 1407–1418.

[32] Anderegg W R L. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation [J]. New Phytologist, 2015, 205: 1008–1014.

[33] Chave J, Coomes D, Jansen S, et al. Towards a worldwide wood economics spectrum[J]. Ecology Letters, 2009, 12(4): 351–366.

[34] Sevanto S, Mcdowell N G, Dickman L T, et al. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses[J]. Plant, Cell & Environment, 2014, 37(1): 153–161.

[35] 杨晓东, 吕光辉, 王银山, 等. 艾比湖湿地自然保护区盐生植物的水分利用效率[J]. 生态学杂志, 2010, 29(12): 2341–2346. [Yang Xiaodong, LÜ Guanghui, Wang Yinshan, et al. Water use efficiency of halophytes in Ebinur Lake Wetland Nature Reserve of Xinjiang[J]. Chinese Journal Ecology, 2010, 29(12): 2341–2346.]

[36] McDowell N, Pockman W T, Allen C D, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought?[J]. New Phytologist, 2008, 178 (4): 719–739.

Effects of hydraulic traits on the species abundance distribution pattern of desert plant communities

SUN Qixing[1,2], YANG Xiaodong[2,3], LI Borui[1,2], KONG Cuicui[1,2], Elhamjan ANWAR[1,2], ZHOU Jie[1,2], LYU Guanghui[1,2]

(1. Key Laboratory of Oasis Ecology, Ministry of Education, Urumqi 830046, Xinjiang, China; 2. College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830046, Xinjiang, China; 3. Department of Geography and Spatital Information Technology, Ningbo University, Ningbo 315211, Zhejiang, China)

Abstract: Plant death caused by drought is an important cause of species composition changes in terrestrial ecosystems. Revealing the influence of hydraulic triats on species distribution, which is of great theoretical significance for understanding plant drought adaptation, restoration and management of desert vegetation. In this study, the woody plants in the Ebinur Lake Wetland Nature Reserve were selected as subject to compare the variation characteristics of species abundance and hydraulic traits under soil drought gradient and analyze the relationship between hydraulic traits and species abundance distribution. Results showed that the sum of abundance (community density) of all species did not change significantly. However, the responses of different species abundance to drought stress were significantly different. With the increase in soil drought, the specific conductivity, quasi-steady conductivity, and Huber value increased; the water potential of branches and leaves decreased continuously, and the stem wood density did not change significantly. The difference of hydraulic triats among species changed with the degree of drought. Redundancy analysis and generalized additive model showed that 92.8% of the variation of desert woody plant abundance distribution pattern can be explained by the measured hydraulic triats. In addition, plant abundance increased with the quasi-steady conductivity, specific conductivity, Huber value, and water potential of branches and leaves but decreased with the increase in stem wood density. Therefore, the changes of the woody plant abundance distribution can be predicted using the changes of hydraulic traits.

Keywords: desert plants; hydraulic traits; abundance distribution; drought adaptation strategies